



TITLE:

節足動物の卵巣形態および卵形成様式の多様性と進化に関する研究

AUTHOR(S):

宮崎, 勝己

CITATION:

宮崎, 勝己. 節足動物の卵巣形態および卵形成様式の多様性と進化に関する研究. 2004

ISSUE DATE:

2004-03

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/80143>

RIGHT:

p.35-98は学術雑誌掲載論文の抜き刷り、出版社に著作権許諾が得られていないため未掲載。

節足動物の卵巣形態および卵形成様式の 多様性と進化に関する研究

(課題番号13640695)

平成13年度～15年度 科学研究費補助金 基盤研究(C)(1)
研究成果報告書

平成16年3月

研究代表者 宮崎 勝己

(京都大学フィールド科学教育研究センター・助手)

節足動物の卵巣形態および卵形成様式の多様性と進化に関する研究

平成13～15年度 科学研究費補助金 基盤研究(C)(1) 研究成果報告書

は し が き

節足動物の卵巣構造及び卵形成様式については、これまで昆虫類において最も知見が蓄積されており、そのタイプ分けと系統進化的理解にある程度成功しているが(e.g. Büning, 1994)、節足動物の他の群、あるいは節足全体全体での同様な試みはほとんどない。分担者の一人である牧岡は、鋏角類のカニムシ類・サソリ類・カブトガニ類を中心とした自身の組織学的観察と、他の節足動物主要群に関する文献情報を基に、節足動物の卵巣構造がその上位分類群と対応して、大きく鋏角類型と大顎類型に分かれると主張する総説を著した(Makioka, 1988)。その後、宮崎がウミグモ類やサソリモドキ類(鋏角類)について(Miyazaki & Makioka, 1991, 1992 他)、八畑が原始的なヤスデ類(多足類)について(Yahata & Makioka, 1995, 1997 他)、また甲殻類に関しては、安藤がカシラエビ類、カブトエビ類、十脚類について(Ando & Makioka, 1998, 1999 他)、生田がチョウ類や介形類等の顎脚類主要群について(Ikuta & Makioka, 1997, 1999 他)、それぞれ組織学的及び微細構造学的な観察を行い、従来の知見を大きく修正すると共に、節足動物の卵巣構造や卵形成様式が、当初の想定(Makioka, 1988)を大きく越える多様性を示すことが、徐々に明らかにされてきた。またこれとは別に塘は、アザミウマ類(昆虫類)の形成細胞層の詳細な微細構造学的観察により、昆虫類の無栄養室型卵巣の進化に関する重要な知見を得たほか、系統的に興味深い位置にあるいくつかの昆虫類について、その卵巣構造や卵形成様式の観察を進めている(Tsutsumi et al., 1994, 1995 他)。

節足動物は、現生の既知種だけで100万種を遙かに超え、未知種を加えると数千万種に達することが確実視される、現生の生物中もっとも多様性の高い群である。その卵巣構造および卵形成様式に関する知見は網羅的と呼ぶにはほど遠く、情報が全く無いあるいは信頼性の低い情報しかない群が、数多く残されている。本研究では、これらの群について正確な観察・記載を行い、情報を蓄積していくことを第一の目的とした。

節足動物の高次分類群、あるいは節足動物門自体の系統関係については、最近の分子系統学や分岐分類学的解析により、従来の定説が大きく修正を迫られている現状にある。節足動物の卵巣構造及び卵形成様式の多様性の正確な把握は、これらの形質の進化様式

を明らかにすることだけでなく、節足動物各群の系統関係を明らかにするうえでも、重要な情報となるであろう。

(引用文献)

- Ando H. & Makioka, T. (1998) Structure of the ovary and mode of oogenesis in a freshwater crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). Zool. Sci. 15: 893-901.
- Ando H. & Makioka, T. (1999) Structure of the ovary and mode of oogenesis in a freshwater crab, *Potamon dehaani*. J. Morphol. 239: 107-114.
- Büning, J. (1994) Insect Ovary. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 416pp.
- Ikuta, K. & Makioka, T. (1997) Structure of the adult ovary and oogenesis in *Argulus japonicus* Thiele (Crustacea: Branchiura). J. Morphol. 231: 29-39.
- Ikuta, K. & Makioka, T. (1999) Ovarian structure and oogenesis in the myodocopid ostracod *Vargula hilgendorffii*. J. Crust. Biol. 19: 730-737.
- Makioka, T. (1988) Ovarian structure and oogenesis in chelicerates and other arthropods. Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 23: 1-11.
- Miyazaki, K. & Makioka, T. (1991) Structure of the adult female reproductive system and oogenetic mode in the sea spider, *Endeis nodosa* (Pycnogonida: Endeidae). J. Morphol. 209: 257-263.
- Miyazaki, K. & Makioka, T. (1992a) Adult female reproductive system and oogenesis in the sea spider, *Pycnogonum littorale* (Pycnogonida; Pycnogonidae). Zool. Jb. Anat. 122: 55-66.
- Tsutsumi, T., Matsuzaki, M. & Haga, K. (1995) Formation of germ cell cluster in tubuliferan thrips (Thysanoptera). Int. J. Insect Morphol. Embryol. 24: 287-296.
- Tsutsumi, T., Matsuzaki, M. & Haga, K. (1994) New aspect of the "Mycetome" of a thrips, *Bactrothrips brevitubus* Takahashi (Insecta: Thysanoptera). J. Morphol. 221, 235-242
- Yahata, K. & Makioka, T. (1995) Postembryonic development of the ovary in the penicillate diplopod, *Eudigraphis nigricans* (Miyosi) (Diplopoda, Penicillata). J. Morphol. 224: 213-220.
- Yahata, K. & Makioka, T. (1997) Phylogenetic significance of the structure of adult ovary and oogenesis in a primitive chilognathan diplopod, *Hyleoglomeris japonica* Verhoeff (Glomerida, Diplopoda). J. Morphol. 231: 277-285.

研究組織

研究代表者：宮崎勝己（京都大学・フィールド科学教育研究センター・助手）

研究分担者：塘 忠顕（福島大学・教育学部・助教授）

〃：八畑謙介（筑波大学・生物科学系・講師）

〃：安藤 準（鶴見大学・歯学部・助手）

〃：生田享介（大阪教育大学・教育学部・助手）

〃（平成13年度のみ）：牧岡俊樹（平成13年度当時：筑波大学・生物科学系・教授）

交付額及び配分額（全て直接経費）（金額単位：千円）

	合 計	宮崎勝己	牧岡俊樹	塘 忠顕	八畑謙介	安藤 準	生田享介
平成13年度	1600	500	0	250	500	150	200
平成14年度	700	100	—	100	100	100	300
平成15年度	700	200	—	100	100	100	200
総 計	3000	800	0	450	700	350	700

研究発表

（１）学会誌等

1. Katsumi Miyazaki, Rei Ueshima and Toshiki Makioka (2001) Structure of the female reproductive system and oogenetic mode in a schizomid, *Schizomus sawadai* (Arachnida, Schizomida). Invertebrate Reproduction and Development 40 (1): 1-7.
2. 高橋歩希・塘忠顕 (2001) フタバカゲロウ（昆虫綱・カゲロウ目）の卵巢構造. Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan 36: 7-9.
3. Hiroyuki Mitsumoto and Toshiki Makioka (2002) Preliminary notes on the structure and postembryonic development of gonads in two tadpole shrimps *Triops longicaudatus* and *T. numidicus* (Crustacea: Branchiopoda, Notostraca). Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan 37: 13-17.
4. Ayuki Takahashi and Tadaaki Tsutsumi (2002) Notes on the postembryonic development of gonads in a baetid mayfly, *Cloeon dipterum* (Linnaeus) (Insecta: Ephemeroptera). Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan 37: 29-33.
5. Hiroyuki Mitsumoto and Toshiki Makioka (2003) Postembryonic development of gonads in

- Triops numidicus* (Grube) (Crustacea: Branchiopoda, Notostraca). Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan 38: 9-12.
6. 松澤巨樹・八畑謙介 (2003) ヤドリムシ類の 1 種における生殖系の構造—ウミホタルガクレ *Onisocryptus ovalis* との比較—. Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan 38: 33-35.
 7. Kyosuke Ikuta and Toshiki Makioka (2004) Structure of ovary and oogenesis in the halocyprid ostracod *Conchoecia imbricata*. Journal of Crustacean Biology 24 (1): 72-80.
 8. Katsumi Miyazaki and Günther Pass (in press) Morphology of the circulatory system in a sea spider, *Ammothella biunguiculata* (Pycnogonida, Ammotheidae), with special reference to the cephalic region. European Arachnology 2002.
 9. Katsumi Miyazaki (in press) On the position of genital pores in a sea spider, *Austrodecus tubiferum* (Pycnogonida, Austrodecidae). Publications of the Seto Marine Biological Laboratory 40.
 10. 宮崎勝己・Günther Pass (in press) フタツメイソウミグモ *Ammothella biunguiculata* の循環器官系—その形態と機能—. Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan 39.
 11. Tadaaki Tsutsumi, Ryuichiro Machida, Koji Tojo, K.-D. Klass & M. Picker (in press) Transmission electron microscopical observations of the egg membranes of a South African heel-walker, *Karoophasma biedouwensis* (Insecta: Mantophasmatodea). Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan 39.
 12. 加藤与志輝・塘 忠顕 (in press) 福島県飯野町におけるメクラツチカニムシ *Mundochthonius japonicus* Chamberlin (蛛形綱：カニムシ目) の生活史. Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan 39.
 13. 影山昌幹・塘 忠顕 (in press) シロハラコカゲロウ *Baetis thermicus* Ueno の卵巣構造の発達と卵形成過程 (昆虫綱：カゲロウ目). Proceedings of Arthropodan Embryological Society of Japan 39.

(2) 口頭発表

1. 高橋歩希・塘 忠顕：フタバカゲロウ (昆虫綱:カゲロウ目) の卵巣と精巣の形態的な違いはいつ明瞭になるか? 日本節足動物発生学会第 37 回大会. 2001 年 6 月 2 日 (福島).

2. 八畑謙介・牧岡俊樹：倍脚類 18 種（2 亜綱 6 上目）における卵巢構造の比較．日本動物学会第 72 回大会．2001 年 10 月 6 日（福岡）．(Kensuke Yahata & Toshiki Makioka (2001) A comparison of the ovarian structure in 18 diplopods (Arthropoda: Diplopoda). Zoological Science 18 (suppl.): 48).
3. 松澤巨樹・八畑謙介・牧岡俊樹：ウミホタルガクレ（甲殻綱・等脚目）生殖巣の後胚発生．日本動物学会第 72 回大会．2001 年 10 月 6 日（福岡）．(Oki Matsuzawa, Kensuke Yahata & Toshiki Makioka (2001) Postembryonic development of the gonad in a protandric parasitic isopod, *Onisocryptus ovalis* (Crustacea, Malacostraca). Zoological Science 18 (suppl.): 49).
4. 三本博之・牧岡俊樹：カブトエビ類（甲殻綱：鰓脚亜綱：背甲目）の生殖巣形成過程．日本節足動物発生学会第 38 回大会．2002 年 7 月 5 日（菅平）．
5. 松澤巨樹・八畑謙介：スナモグリに寄生するヤドリムシ類（甲殻綱・等脚目）の生殖器系の構造－ウミホタルガクレ *Onisocryptus ovalis* との比較から－．日本節足動物発生学会第 38 回大会．2002 年 7 月 5 日（菅平）．
6. Katsumi Miyazaki & Günther Pass : Morphology of the circulatory system in sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida). 20th European Colloquium of Arachnology. 2002 年 7 月 25 日（ハンガリー・Szombathely）．
7. 宮崎勝己・Günther Pass : フタツメイソウミグモ循環器官系の形態について．日本動物学会第 73 回大会．2002 年 9 月 25 日（金沢）．(Katsumi Miyazaki & Günther Pass (2002) Morphology of the circulatory system in a sea spider, *Ammothella biunguiculata* (Arthropoda, Pycnogonida). Zoological Science 19 (12): 1429-1430).
8. 塘 忠顕・高橋歩希：フタバカゲロウ *Cloeon dipterum* の生殖巣の後胚発生．日本動物学会第 73 回大会．2002 年 9 月 25 日（金沢）．(Tadaaki Tsutsumi & Ayuki Takahashi (2002) Postembryonic development of the gonads in a baetid mayfly, *Cloeon dipterum* (Linnaeus) (Insecta, Ephemeroptera, Baetidae). Zoological Science 19 (12): 1424).
9. 加藤与志輝・塘 忠顕：福島県飯野町におけるメクラツチカニムシの生活史および繁殖期の推定．日本土壤動物学会第 26 回大会．2003 年 5 月 24 日（小平）．
10. 塘 忠顕・東城幸治・町田龍一郎：カカトアルキ類（昆虫綱：マントファスマ目）の卵膜の微細構造．日本節足動物発生学会第 39 回大会．2003 年 5 月 30 日（潮来）．
11. 影山昌幹・塘 忠顕：コカゲロウ類（昆虫綱：カゲロウ目）の卵巢構造と卵形成過程

- ーシロハラコカゲロウの卵巢の発達と卵形成過程ー. 日本節足動物発生学会第 39 回大会. 2003 年 5 月 30 日 (潮来).
12. 三本博之・八畑謙介: カブトエビ類 2 種の発生開始時期 (予報). 日本節足動物発生学会第 39 回大会. 2003 年 5 月 30 日 (潮来).
13. 宮崎勝己・Günther Pass: フタツメイソウミグモ *Ammothella biunguiculata* の循環器官系: その形態と機能. 日本節足動物発生学会第 39 回大会. 2003 年 5 月 31 日 (潮来).
- ・加藤与志輝・塘 忠顕: メクラツチカニムシの卵形成過程ー福島県飯野町における生活史および繁殖期の推定ー. 日本節足動物発生学会第 39 回大会. 2003 年 5 月 31 日 (潮来).
14. 塘 忠顕・町田龍一郎・東城幸治・K.-D. Klass・M. Picker: 新目昆虫・カカトアルキ類 (踵行目 Mantophasmatodea) の卵膜の微細構造. 日本動物学会第 74 回大会. 2003 年 9 月 17 日 (函館). (Tadaaki Tsutsumi, Ryuichiro Machida, Koji Tojo, K.-D. Klass & M. Picker (2003) Ultrastructure of egg membranes of a new insect order, heel walkers (Mantophasmatodea). Zoological Science 20 (12): 1530).
15. 宮崎勝己・牧岡俊樹: 節足動物鋏角類における卵巢構造と卵形成様式の多様性と統一性について. 日本動物学会第 74 回大会. 2003 年 9 月 18 日 (函館). (Katsumi Miyazaki & Toshiki Makioka (2003) Diversity and uniformity in ovarian shapes and oogenetic modes in chelicerate arthropods. Zoological Science 20 (12): 1531).
16. 塘 忠顕・影山昌幹: コカゲロウ科のカゲロウ類 (昆虫綱: カゲロウ目) に認められる特異的な生殖巣構造. 日本昆虫学会第 63 回大会. 2003 年 10 月 11 日 (厚木).

(3) 出版物

な し

研究成果の概要

本課題の交付期間中に得られた研究成果の概要について、節足動物の各サブグループ毎に以下にまとめる。

(1) 鋏角類 (担当者: 宮崎勝己・牧岡俊樹)

— 蛛形綱・ヤイトムシ目 —

Makioka (1988)は、節足動物の卵巢構造が大きく鋏角類型と大顎類型に分かれる事を指摘した。このタイプ分けは、その後若干の修正を経ながらも、基本的にはうまく節足動物の上位分類群に対応するとされている(Miyazaki & Makioka, 2003)。しかしながら、一般に11の目に分類される現生の鋏角類・蛛形綱では、その卵巢の構造や卵形成様式についての知見が不十分な群が多く残されており、これらの群を網羅的に調べる事により、前述のタイプ分けの妥当性を確認すると共に、高い形態的多様性を示す蛛形綱各群の卵巢構造(Clarke, 1979; Miyazaki & Makioka, 2003)の進化過程に関する重要な知見が得られる事が期待される。

ヤイトムシ目(Schizomida)は、現生の蛛形類の中でも、卵巢の構造や卵形成様式に関する知見が、最も少ない群の一つであり、本研究において初めて、その雌性生殖器官系の構造を組織学的に詳細に観察・記載した(Miyazaki et al., 2001)。

(材料と方法)

材料のヤイトムシ目・サワダムシ *Schizomus sawadai* は、上島 励氏 (東京大学・理学系研究科) により、小笠原諸島で採集された。

雌成体を、60℃に熱したブアン液、もしくは"Kryofix"(Merck 社)で室温下で固定後、生殖器官系が局在する後体部をパラフィン連続切片とし、ヘマトキシリン・エオシン二重染色もしくはアザン染色を施した後、光学顕微鏡で観察した。

(結果と考察)

卵巢は不對で消化管の腹側に位置し、卵巢の前端より一対の細い側輸卵管が伸び出していた。側輸卵管は前方ないし背中側方向へ伸び出した後、腹側方向へ大きく屈曲し、更に末端部では僅かに後方へ向かい、そこで不對の共通輸卵管と合流した。共通輸卵管はクチクラで裏打ちされ、3対の貯精嚢を持ち、後体第2節腹側に開口する雌性生殖孔で、外界と連絡していた。卵巢壁は、内層の卵巢上皮と外層の筋肉層からなり、卵巢腔はごく狭いが、輸卵管腔を介し生殖孔と直接連絡していた。様々な発達段階の卵母細胞

が後体血体腔の腹側の大部分を占めていたが、成体では卵原細胞は観察されなかった。直径 20-40 μm 程度の小さな前卵黄形成期卵母細胞は背中側卵巢壁中に観察された。より大きな前卵黄形成期卵母細胞は、卵巢の背中側ないし側方の、更に大きく発達した卵黄形成期卵母細胞は卵巢の腹側の、それぞれ血体腔中に飛び出していたが、それらは全て卵巢壁が変形して出来た卵柄で、卵巢に繋ぎ止められていた。卵巢腔及び輸卵管腔内には、卵細胞は観察されなかった。また貯精嚢に精子が観察された個体が、一個体あった。

今回観察・記載されたサワダムシの雌性生殖器官系の構造から、この類でも、いわゆる鉗角類型卵形成の特徴である(Makioka, 1988; Miyazaki & Makioka, 2003)、血体腔中での卵母細胞の成長・卵巢腔内への排卵・生殖孔からの産卵という、一連の卵形成の過程を共通して行う事が示された。この事は、鉗角類型・大顎類型のタイプ分けの妥当性を、補強するものである。また、この類で観察された不對の卵巢は、蛛形類では他にコヨリムシ目とカニムシ目とで観察されているが、これらの目とヤイトムシ目との単系統性は、形態学的データからも分子系統学的データからも、全く支持されておらず、おそらく収斂による共通点であろう。

(引用文献)

Clarke, K.U. (1979) Visceral anatomy and arthropod phylogeny. In A.P. Gupta (ed.) Arthropod Phylogeny, New York: Van Nostrand Reinhold Company, pp. 467-549.

Miyazaki, K. & Makioka, T. (2003) Diversity and uniformity in ovarian shapes and oogenetic modes in chelicerate arthropods. Zool. Sci. 20: 1531.

Miyazaki, K., Ueshima, R. & Makioka, T. (2001) Structure of the female reproductive system and oogenetic mode in a schizomid, *Schizomus sawadai* (Arachnida, Schizomida). Invertebr. Reprod. Dev. 40: 1-7.

(宮崎勝己)

— 蛛形綱・カニムシ類 —

カニムシ類の卵巢形態や卵形成過程については、海浜性種であるイソカニムシ *Garypus japonicus* に関する報告がいくつかあるが(Makioka, 1968, 1976, 1979)、それ以外の種についての知見はごくわずかしかなない。そこで、土壌性カニムシであるメクラツチカニムシ属の一種の卵巢形態や卵形成過程を観察・記載し、特に卵巢形態の季節変化から本種の繁殖期の正確な推定が可能であるのか否かに関する検討を試みた(加藤, 2003; 加藤・塘, in press)。

(材料と方法)

材料は、カニムシ目ツチカニムシ科の *Mundochthonius* 属の未記載種（以下、「メクラツチカニムシ属の一種」とする）を用いた。

メクラツチカニムシ属の一種の若虫および成虫は福島県飯野町の土壌中から、吉井式ツルグレン装置（125W 赤外線電球・5 mm メッシュ・直径 38 cm）を用いて、抽出・採集した。採集された個体をそのまま、アルコール・ブアン液で固定し、パラフィン連続切片とした後に、ヘマトキシリン・エオシン二重染色を施し、光学顕微鏡で観察した。

また、その生活史と卵形成との対比を行うため、2002 年 4 月から 2003 年 11 月までの 20 ヶ月間、毎月 2 回ずつ調査地に設定した 10 × 10 m の区画内から約 3 リットルの土壌（リターを含む）を採取し、そこからツルグレン装置で抽出した本種の齢構成と個体数変動も調べた。

（結果と考察）

メクラツチカニムシ属の一種の卵巢は 1 本の管状で、前端は二分した輸卵管となり、輸卵管は中囊で再び合一し、生殖孔に開口していた。また、卵母細胞はほぼ球形で、成熟した卵母細胞は卵巢壁から腹側の血体腔に上皮性の卵柄をもって突出していた。

本種の形成細胞巢内にある卵原細胞は、前卵黄形成期の卵母細胞になると卵巢内から血体腔側に突出するようになる(Fig. 1A)。その後、前卵黄形成期の卵母細胞は血体腔中で直径が約 50-60 μm の大きさに達するまで肥大成長するが、秋から冬にかけての越冬期間中はこの大きさのまま卵形成を一時休止させる(Fig. 1B)。この時期の卵母細胞の細胞質内には油滴やタンパク質性卵黄の前駆体の可能性が高い高電子密度の小顆粒集合体の蓄積が認められる。春になって卵形成が再開されると、卵核胞が崩壊し、タンパク質性卵黄の蓄積が開始される(Fig. 1C)。その後、卵黄形成期の卵母細胞は、卵黄の蓄積とともに著しくサイズを増大させる(Fig. 1D)。この時期には卵巢腔が大きくなる。卵黄形成期の卵母細胞が見られる間、卵巢から新たに血体腔側に突出した前卵黄形成期の卵母細胞の大きさは約 20-40 μm であり、顕著な発達を示さない(Fig. 1C, D)。

本種の各個体をもつ最大卵母細胞の直径の平均値（以下、大きさとする）の変化を経時的に調べた結果、卵黄形成期の卵母細胞は 4 月中旬から徐々に発達し、5 月中旬に 1 度目の大きさのピークに達することが明らかになった(Fig. 2)。その後いったん卵母細胞の大きさは減少し、5 月下旬から 6 月上旬には卵黄形成期の卵母細胞が認められなくなったが、6 月中旬からは再び卵黄形成期の卵母細胞の発達がみられ、7 月中旬に 2 度目の大きさのピークに達した。その後、翌年の 4 月下旬まで新たな卵黄形成期の卵母細胞は卵巢中に認められなかった(Fig. 2)。

以上の結果と福島県飯野町の本種について、採集個体数の季節変動から明らかになった生活史：本種は1世代ほぼ1年の典型的な1山型の生活史を示すこと、ほとんどの個体が成虫で越冬するものの、少数の個体は若虫で越冬すること、体色が淡黄色を呈する新成虫と思われる個体は6月下旬と9月上旬に大量に採集されること（加藤，2003）とを併せて考えると、本種の繁殖期には成虫越冬する個体と若虫越冬する個体との間にずれが生じる可能性が高く、本種の春から夏にかけての長期にわたる繁殖期は、成虫越冬した個体の繁殖期である卵黄形成期の卵母細胞の大きさが1度目のピークに達する時期と、若虫越冬した個体の繁殖期である卵黄形成期の卵母細胞の大きさが2度目のピークに達する時期の2つが繁殖期がほぼ連続するためであると考えられる。このように、卵巢形態の季節変化と卵形成過程を明らかにすることは、その種の繁殖期や生活史を推定する上で有効であることが明らかになった。

（引用文献）

- 加藤与志輝 (2003) 土壤性カニムシ類 *Mundochthonius* 属の一種（クモ形綱：カニムシ目）の生活史—卵巢構造の季節変化および卵形成過程と季節消長からの推定—。福島大学大学院教育学研究科 平成 15 年度修士論文。
- 加藤与志輝・塘 忠顕 (in press) 福島県飯野町におけるメクラツチカニムシ *Mundochthonius japonicus* Chamberlin（蛛形綱：カニムシ目）の生活史。Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 39.
- Makioka, T. (1968) Morphological and histochemical studies on embryos and ovaries during the embryo-breeding of the pseudoscorpion, *Garypus japonicus*. Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku. Sect. B 13: 207-227.
- Makioka, T. (1976) Alternative occurrence of two ovarian functions in the adult pseudoscorpion, *Garypus japonicus* Beier. Acta Arachnol. 27: 8-15.
- Makioka, T. (1979) Structures of the adult ovaries in different functional phases of the pseudoscorpion, *Garypus japonicus* Beier. I. The ovary in the resting phase, Acta Arachnol. 28: 71-81.

（塘 忠顕）

①

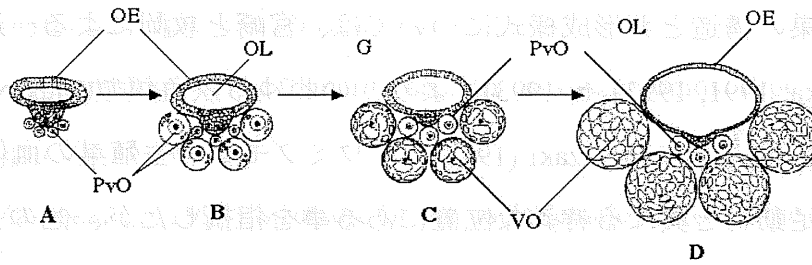


Fig. 1. メクラツチカニムシ属の一種の卵形成過程の模式図

A. 前卵黄形成期の卵母細胞(PvO)が卵巣から血体腔へ突出する。B. 秋から冬の間, 前卵黄形成期の卵母細胞は直径 50-60 μm の大きさのまま, 成長を停止する。C. 春になると, 卵黄形成が開始される。D. 卵黄形成期の卵母細胞(VO)は著しくその体積を増大させる。この時期, 血体腔中に突出した前卵黄形成期の卵母細胞の大きさは変化しない。G, 形成細胞巣; OE, 卵巣上皮; OL, 卵巣腔。

②

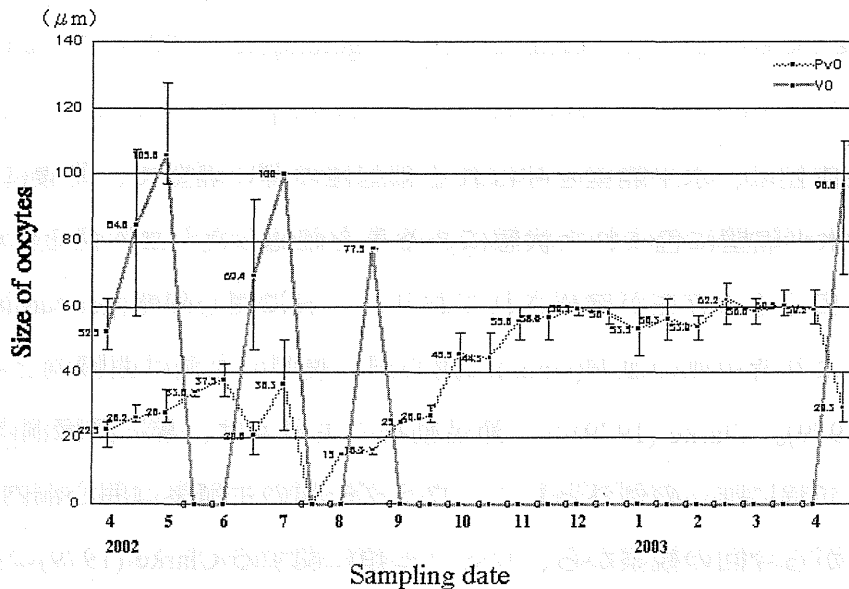


Fig. 2. メクラツチカニムシ属の一種の卵母細胞の大きさの季節変化

メクラツチカニムシ属の一種の採集は月に2回ずつ実施した。卵母細胞の大きさは, それぞれの採集日に採集された雌成虫の各個体がもつ最大の卵母細胞の平均値を前卵黄形成期(PvO)と卵黄形成期(VO)とに分けて示した。各採集日に採取された雌成虫の個体数はおおよそ 5-10 個体であった

(2) ウミグモ類 (担当者: 宮崎勝己)

—循環器官系との位置関係—

ウミグモ類の卵巣の構造と卵形成様式については、宮崎と牧岡による一連の研究 (Miyazaki & Makioka, 1991, 1992a, b, 1993) により、いわゆる鉤角類型 (Makioka, 1988) に属する事が示されている。一方 Miyazaki (1998) は、ウミグモ類の生殖巣の血体腔中における位置が、他の節足動物と異なる特異な位置にある事を指摘したが、他の主要器官系との正確な位置関係については、特にウミグモ類における循環器官系の記載が不十分であったために、明確でなかった。

このため、ウミグモ類の循環器官系を、樹脂連続切片法により詳細に観察・記載し、生殖巣との位置関係を追求した (Miyazaki & Pass, 2002, in press)。

(材料と方法)

材料は、和歌山県白浜町の京都大学瀬戸臨海実験所周辺の潮間帯より採集した、フタツメイソウミグモ *Ammothella biunguiculata* を用い、ブアン液、"Kryofix" (Merck 社)、もしくは Karnovsky 液で固定し、エポキシ樹脂に包埋した後、1-1.5 μm の連続切片を作成し、染色・観察した。

(結果と考察)

ウミグモ類の血体腔は、水平隔壁と呼ばれる細胞性の薄い隔壁で、背腹に仕切られるが、生殖巣はその水平隔壁に包まれた状態にある事を確認した。血体腔を仕切る隔壁は、他の節足動物でも広くその存在が確認されており、一般に囲心隔壁 (pericardial septum) の名で呼ばれ、それより背中側の血洞 (sinus) は囲心洞、腹側の血洞は囲臓洞と呼び習わされている (Clarke, 1979)。Clarke (1979) は、節足動物の生殖巣は、常に囲臓洞内に位置する事を指摘したが、同時に唯一の例外として、ウミグモ類の生殖巣は囲心洞内に位置するとした。しかしながら今回の観察から、ウミグモ類に関する Clarke (1979) の指摘は、完全に間違いである事が示された。今回の観察では、ウミグモ類の水平隔壁は、背管 (心臓) と一体化しているのみならず、その背中側にある消化管や腹側神経系を包む細胞性の薄膜とも連絡している事が観察された事から、他の節足動物の囲心隔壁との相同性は疑問であり、水平隔壁に包まれるというウミグモ類の生殖巣の特異な位置に関する進化的考察については、その発生学的な由来の観察を待たねばならない。

(引用文献)

Clarke, K.U. (1979) Visceral anatomy and arthropod phylogeny. In A.P. Gupta (ed.) Arthropod

Phylogeny, New York: Van Nostrand Reinhold Company, pp. 467-549.

Makioka, T. (1988) Ovarian structure and oogenesis in chelicerates and other arthropods. Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 23: 1-11.

Miyazaki, K. (1998) Homology of the "Dohrn's septum" in pycnogonids. Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 33: 15-16.

Miyazaki, K. & Makioka, T. (1991) Structure of the adult female reproductive system and oogenetic mode in the sea spider, *Endeis nodosa* (Pycnogonida: Endeidae). J. Morphol. 209: 257-263.

Miyazaki, K. & Makioka, T. (1992a) Adult female reproductive system and oogenesis in the sea spider, *Pycnogonum litorale* (Pycnogonida; Pycnogonidae). Zool. Jb. Anat. 122: 55-66.

Miyazaki, K. & Makioka, T. (1992b) Preliminary notes on the ultrastructure of the ovary in *Cilunculus armatus* (Pycnogonida, Ammotheidae). Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 27: 5-7.

Miyazaki, K. & Makioka, T. (1993) Functional and phylogenetic significance of pycnogonid oviduct. Hiyoshi Rev. Nat. Sci., Keio Univ. 13: 1-6.

Miyazaki, K. & Pass, G. (2002) Morphology of the circulatory system in a sea spider, *Ammothella biunguiculata* (Arthropoda, Pycnogonida). Zool. Sci. 19: 1429-1430.

Miyazaki, K. & Pass, G. (in press) Morphology of the circulatory system in a sea spider, *Ammothella biunguiculata* (Pycnogonida, Ammotheidae), with special reference to the cephalic region. European Arachnology 2002.

（宮崎勝己）
— スイクチウミグモの生殖孔 —

ウミグモ類の生殖孔は、現生の節足動物中唯一、複数の体節にまたがって存在する事が知られており、この類の系統進化を考えるうえで大変興味深い構造である。ウミグモ類の生殖孔は一般に、雌雄とも歩脚の「第二基節」に開口するとされているが、それとは異なる節に開口するとの報告がいくつかある。その一例が、スイクチウミグモ科 (Austrodecidae) に属する *Austrodecus tubiferum* で、Stock (1957) はその雄の生殖孔が、各歩脚の「第三基節」にあると記載している。同様の例がイボウミグモ科 (Rhynchothoracidae) の二種で知られているが、うち一種については走査型電子顕微鏡 (SEM) による観察から、雄の生殖孔とされた部分が実はセメント腺の開口部で、真の生殖孔は他のウミグモ類同様、第二基節に存在する事が確認された (Miyazaki, 1996)。 *Austrodecus tubiferum* でも同様

の誤認なのか、あるいは本当にこのウミグモの生殖孔は逸脱した位置にあるのかを確かめるため、この種についても SEM による観察を行った(Miyazaki, in press)。

(材料と方法)

材料の *Austrodecus tubiferum* は、和歌山県南部沖のエビ刺し網漁の収穫物からの洗い出しにより採集した個体を、森敦史氏 ((株) 日本海洋生物研究所) より譲渡された。雌雄の成体個体について、常法に従い試料を作成し、SEM で観察した。一部の個体は、光学顕微鏡で直接観察した。

(結果と考察)

光学顕微鏡による観察では、Stock (1957) が指摘した、雄の各歩脚の第三基節に孔状の構造が観察されたが、SEM による観察では、該当する部分には孔状の構造は観察されなかった。しかしながら、他のウミグモ類の多くで雄の生殖孔が見られる、第4歩脚の第二基節腹側に、三日月状のスリット構造が確認された。また雌の生殖孔については、光学顕微鏡・SEM 共に、各歩脚の第二基節腹側に明瞭に観察できた。

その位置や形状から、第4歩脚の第二基節に観察されたスリット構造が、この種の雄の生殖孔である事は間違いなく、ウミグモ類の生殖孔の位置は、第二基節に安定している事が示された。本種が属するスイクチウミグモ科、及び同様に生殖孔の位置が誤って記載されていた種を含むイボウミグモ科に共通する特徴として、その体の小ささがあげられる。実際、光学顕微鏡のみの観察では、生殖孔をはじめとするいくつかの形質が、明瞭には観察できない。この点でこれらの小型種では、SEM を用いた観察・再記載が必要であると考えられる。また光学顕微鏡で観察されたが、SEM では観察されなかった、雄第三基節の孔状構造の正体を明らかにするには、今後組織切片による観察が必要である。

(引用文献)

- Stock, J.H. (1957) The pycnogonid family Austrodecidae. Beaufortia 6: 1-81.
- Miyazaki, K. (1996) Scanning electron microscopic observations on the so-called "male genital pore" in the pycnogonid, *Rhynchothorax mediterraneus* (Pycnogonida: Rhynchothoracidae). Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 31: 1-3.
- Miyazaki, K. (in press) On the position of genital pores in a sea spider, *Austrodecus tubiferum* (Pycnogonida, Austrodecidae). Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 40.

(宮崎勝己)

(3) 多足類 (担当者: 八畑謙介)

—倍脚類—

(材料と方法)

倍脚綱のうち、より祖先的とされる触顎亜綱のフサヤスデ上目と、もう1つの亜綱である唇顎亜綱のなかで最も祖先的とされる後雄下綱のタマヤスデ上目には、これまでに研究分担者らによる卵巣構造と卵形成様式に関する先行研究がある(Yahata & Makioka, 1994, 1995, 1997)。本研究ではこれらの2群を除いた残りの唇顎亜綱・前雄下綱について、卵巣構造と卵形成様式を網羅的に調査・比較するため、この下綱に属する4上目全てを対象として、ヒラタヤスデ上目からヒラタヤスデ目のタマモヒラタヤスデ *Symphyleurium okazakii* とジヤスデ目のボウニンジヤスデ *Rhinotus okabei*、ヒメヤスデ上目からヒメヤスデ目のエゾフジヤスデ *Trichopachyiulus niponicus* とクロヒメヤスデ *Karteroiulus niger*、フトヤスデ目のヤエヤマフトヤスデの一種 *Spirobolus* sp.、ヒキツリヤスデ目のリュウキュウヤハズヤスデ *Glyphiulus septentrionalis*、ツムギヤスデ上目からツムギヤスデ目のトットリホラケヤスデ *Speophilosoma tottoriense* とミコシヤスデ属の一種 *Diplomaragna* sp.、オビヤスデ上目からオビヤスデ目のタンバアカヤスデ *Nedyopus tambanus* とヤケヤスデ *Oxidus gracilis* とヒガシオビヤスデ *Epanerchodus orientaris* とウチカケヤスデ *Eucondylodesmus elegans* を材料として選んだ。大型の種では解剖により卵巣とその周囲の組織を切り出して組織学的観察の試料とし、小型の種では頭部と付属肢を取り除いたうえ蟻酸による脱灰処理を施して組織学的観察の試料とした。各試料は通常の方法によってパラフィン連続切片とし、光学顕微鏡による観察をもとに卵巣の全形を立体再構築し、比較を行なった。

(結果と考察)

対象とした全ての種で、卵巣は胴部のほぼ全長にわたる長い袋状の器官で、その前端部で輸卵管につながっており、消化管と腹側神経系との間に位置している。卵原細胞および卵母細胞は卵巣上皮によって囲まれた袋状の卵巣の中に位置するが、それらの分布は卵巣の左右に対をなす生殖細胞帯に限られている。すなわち、卵原細胞は生殖細胞帯部の卵巣上皮中に含まれ、卵母細胞は濾胞上皮に囲まれて、卵原細胞の周囲の生殖細胞帯部で卵巣上皮につながったままの状態成長する。

ヒラタヤスデ上目とツムギヤスデ上目およびヒメヤスデ上目のフトヤスデ目の卵巣と

卵形成様式にはこれまで研究例がなく、本研究が初めての研究例である。また、ヒメヤスデ上目のヒメヤスデ目、及びオビヤスデ上目では、その卵巣構造に鋏角類に似た特徴があるとの報告が、ヒキツリヤスデ目にはその卵巣構造に昆虫類に似るとの報告がそれぞれあり、これら唇顎亜綱・前雄下綱のヤスデ類の卵巣構造と卵形成様式の理解は大変混乱した状態にあったが、本研究では、これらのヤスデ類の卵巣には鋏角類に似た特徴も昆虫類に似た特徴も見出されず、全群に共通の基本的特徴のあることが明らかになった。さらに、これらの共通の基本的特徴は唇顎亜綱・後雄下綱のタマヤスデ類の特徴(Yahata & Makioka, 1997)と全く同じであり、唇顎亜綱のヤスデ類全体に共通する唇顎類卵巣の基本的特徴と考えられる。

Yahata & Makioka (1994, 1995) は触顎亜綱のフサヤスデ類の卵巣の観察から、唇顎類の卵巣より触顎類の卵巣に祖先的な特徴がより多く見出されることを指摘し、倍脚類の卵巣の初原状態は触顎類卵巣に似ると結論した。本研究によって唇顎類卵巣の基本的特徴が明らかになったことにより、その結論が裏付けられるとともに、触顎類卵巣に似た倍脚類卵巣の原型から派生的に変化して生じたと考えられる唇顎類の卵巣の初原状態が明らかになった。

ヒラタヤスデ上目およびヒメヤスデ上目のヤスデ類の卵巣では、その生殖細胞帯に含まれる卵原細胞と卵母細胞の配置には特別な規則性などは見出されなかったが、一方で、ツムギヤスデ上目とオビヤスデ上目のヤスデ類の卵巣では、その生殖細胞帯に含まれる卵原細胞と卵母細胞には一定の方向性を持った配列が見られ、それらの配置に規則性のあることが明らかになった。すなわちツムギヤスデ類とオビヤスデ類の卵巣では、左右の各生殖細胞帯において、卵原細胞は最も背側の端に位置しており、卵母細胞は生殖細胞帯の背側から腹側に向けて成長の順に並んだ状態で卵形成を行なう。

生殖細胞帯の中で卵原細胞と卵母細胞の配置に規則性が見られる例としてはすでに唇顎亜綱・後雄下綱のタマヤスデ類が知られている(Yahata & Makioka, 1997)が、本研究で明らかになったツムギヤスデ類とオビヤスデ類に見られる規則性はタマヤスデ類の規則性とは明かに異なっている。したがって、唇顎類卵巣には3つのタイプのあることが明らかになった。すなわち生殖細胞帯に規則性を持たないヒラタヤスデーヒメヤスデタイプと、規則性があるがその特徴の異なるタマヤスデタイプとツムギヤスデーオビヤスデタイプである。生殖細胞帯の規則性は派生的な特徴と考えられるので、唇顎類卵巣の原型では生殖細胞帯に規則性を持たなかったが、タマヤスデ類とツムギヤスデ類とオビヤ

スデ類では二次的にその生殖細胞帯に規則性が発達したものと考えられる。

唇顎亜綱・前雄下綱の4上目の中でオビヤスデ上目、ヒメヤスデ上目、ツムギヤスデ上目の3上目はまとめて真顎類（亜下綱）と呼ばれる。これら真顎類3上目間の系統関係に関しては、それ以前から提唱されている2つの説（ヒメヤスデ上目とツムギヤスデ上目がより近縁であるとする説と、オビヤスデ上目とツムギヤスデ上目がより近縁であるとする説）のどちらについても否定も肯定もできず、現在のところ真顎類3上目が同時に分岐したとする暫定的な系統仮説が一般的となっている。しかし本研究では、ツムギヤスデ類とオビヤスデ類の卵巢に共通する派生的な特徴として生殖細胞帯の規則性が見出された。このことはツムギヤスデ類とオビヤスデ類の近縁性を強く示唆するものと考えられる。

（引用文献）

Yahata, K. & Makioka, T. (1994) Phylogenetic implications of structure of adult ovary and oogenesis in the penicillate diplopod, *Eudigraphis nigricans* (Miyosi) (Diplopoda: Myriapoda).

J. Morphol. 222: 223-230.

Yahata, K. & Makioka, T. (1995) Postembryonic development of the ovary in the penicillate diplopod, *Eudigraphis nigricans* (Miyosi) (Diplopoda, Penicillata). J. Morphol. 224: 213-220.

Yahata, K. & Makioka, T. (1997) Phylogenetic significance of the structure of adult ovary and oogenesis in a primitive chilognathan diplopod, *Hyleoglomeris japonica* Verhoeff (Glomerida, Diplopoda). J. Morphol. 231: 277-285.

（八畑謙介）

（4）昆虫類（担当者：塘 忠顕）

ーカゲロウ目・カカトアルキ目・カマキリ目ー

（材料と方法）

本研究で卵巢形態および卵形成過程を観察・記載するための材料として用いた昆虫類は、カゲロウ目コカゲロウ科のカゲロウ類19種、その中でも主として卵胎生種であるフタバカゲロウ *Cloeon dipterum* と卵生種であるシロハラコカゲロウ *Baetis thermicus*、カカトアルキ目 (Mantophasmatodea) のビドーカカトアルキ *Karoophasma biedouwensis*、カマキリ目のオオカマキリ *Tenodera aridifolia* とコカマキリ *Statilia maculata* である。フタバカゲロウ以外のコカゲロウ科のカゲロウ類の幼虫は沖縄県・栃木県・福島県のいくつかの河川で、フタバカゲロウ

の幼虫は福島大学構内の池及び野外に設置された水槽で、オオカマキリ・コカマキリの幼虫と成虫および卵鞘は福島大学構内およびその周辺の草地で、ビドーカトアルキの幼虫および成虫は南アフリカの Namaqualand の Succulent desert で、それぞれ採集した。

コカゲロウ類の幼虫とカマキリ類の若齢幼虫については、採集されたそれぞれの雌をそのまま、これら以外については、採集されたそれぞれの雌から解剖によって取り出した卵巢を、切片作製の試料とした（電子顕微鏡用には、コカゲロウ類も若齢幼虫以外は解剖によって取り出した卵巢を試料とした）。光学顕微鏡用の試料は、アルコール・ブアン液で固定し、パラフィン連続切片とした後に、ヘマトキシリン・エオシン二重染色を施した。シロハラコカゲロウについては、解剖して取り出した卵巢を未固定のままプレパラート標本とし、それをノマルスキー型微分干渉顕微鏡で観察した。一方、電子顕微鏡観察用の試料は、Karnovsky 液（2% パラホルムアルデヒド + 2.5% グルタルアルデヒド）と四酸化オスミウムで二重固定する一般的な方法で固定し、エポキシ系樹脂に包埋した後にダイヤモンド・ナイフで超薄切片とし、それらに電子染色を施したものを透過型電子顕微鏡で観察した。

（結果と考察）

（1）コカゲロウ類の卵巢形態と卵形成過程

カゲロウ目の中でもコカゲロウ科は、カゲロウ類の原型的な形態をとどめた分類群の一つであると考えられており（小林, 1989）、コカゲロウ科のカゲロウ類の卵巢形態や卵形成過程を明らかにすることは、カゲロウ類の卵巢形態や卵形成過程の系統進化およびカゲロウ類の科レベルの系統進化を考える上で重要である。そこで、卵胎生種であるフタバカゲロウと卵生種であるシロハラコカゲロウという生殖様式の異なる2種類のコカゲロウ類の卵巢形態と卵形成過程を観察・記載した（高橋・塘, 2001; Takahashi & Tsutsumi, 2002; Tsutsumi & Takahashi, 2002a, b; 影山・塘, in press）。

卵胎生種であるフタバカゲロウの卵巢には、腹部第2-3節の位置で側輸卵管どうしをつなぐ短い橋様構造が認められた（Fig. 1）。この構造は孵化後間もないと思われる個体の生殖巣においてもすでに存在することが明らかになった（高橋, 2001）。若齢幼虫の生殖巣においては、卵巢小管あるいは精巣葉の分化が認められず、卵巢と精巣を区別することができなかった。この時期の生殖巣では、短い橋様構造の部分には少数の体細胞と多数の生殖細胞が含まれていた。幼虫が成長すると雌ではまず卵巢小管が分化し、その後で栄養細胞と卵母細胞の分化が生じることが明らかになった。雄ではシスト形成が生じた後に、精巣葉が分化することが明らかになった。卵巢と精巣の区別がつくようになった時期の短い橋様構造の部分は体細胞のみに

よって占められ、さらに生殖巣が発達するとこの部分の中央が中空となり管状となった。本種の1本の卵巢小管に発達する卵母細胞数は1つであった。卵胎生種であるフタバカゲロウの卵巢は左右それぞれ90-200本ずつの卵巢小管からなることが知られているため(Soldan, 1979)、本種1個体当たりの蔵卵数は180-400個と見積もられる。卵黄形成を開始した卵母細胞質内に蓄積される卵黄成分の主成分は脂肪性顆粒であり、好エオシン性のタンパク質性卵黄は認められなかった(Fig. 2)。また、本種には非常に短いながら共輸卵管が存在し、産卵口は他のカゲロウとは異なり、不對である可能性が高いことも明らかになった。

卵生種であるシロハラコカゲロウの卵巢もフタバカゲロウと同様に、腹部第2-3節の位置で側輸卵管どうしをつなぐ短い橋様構造が認められた。この橋様構造の発達過程もフタバカゲロウと同様であった。また、フタバカゲロウ、シロハラコカゲロウも含め、11属19種の日本産コカゲロウ類の生殖巣を観察したところ、すべての種でこの橋様構造が確認された。一方、コカゲロウ科に近縁なフタオカゲロウ科やヒメフタオカゲロウ科のカゲロウ類の生殖巣にはこのような構造が存在しないことも明らかになり、この構造はコカゲロウ科のカゲロウ類に特有な構造である可能性が高いものと考えられた。シロハラコカゲロウの卵巢の後胚発生もフタバカゲロウのそれとほぼ同様であった(影山, 2002)。しかしながら、本種の1本の卵巢小管内では卵母細胞が連続して発達することが確認され、老熟幼虫の卵巢では、各卵巢小管内にそれぞれ最大で4個の卵母細胞が認められた。本種の幼虫の卵巢は、約1,000本の卵巢小管(片側の卵巢あたり約500本の卵巢小管)からなるため、本種の1個体当たりの蔵卵数は最大で約4,000個であると思われる。卵黄形成を開始した卵母細胞質内には好エオシン性のタンパク質性卵黄の蓄積が認められた(Fig. 3)。

このように卵胎生種のフタバカゲロウと卵生種のシロハラコカゲロウとの間には、卵形成過程に関する特徴にいくつかの相違点が認められた。フタバカゲロウの卵形成過程に認められた少ない蔵卵数などの特徴は、卵胎生という特殊な生殖法と関連したものであると考えられる。フタバカゲロウで明らかにされた卵形成過程に関する特徴の多くはフタバカゲロウ(あるいは卵胎生種)に固有な特徴である可能性が高いものと思われる。一方、左右の卵巢が短い橋様構造でつながることにより、卵巢全体がアルファベットのH型を呈することや卵巢形態の発達過程に見られる特徴など、卵巢形態に関する特徴のほとんどはフタバカゲロウとシロハラコカゲロウとの間で共通していることが明らかになった。したがって、フタバカゲロウで明らかにされた卵巢形態に関する特徴はコカゲロウ科の特徴として一般化できる可能性が高いものと思われる。

(2) カカトアルキ類の卵膜の微細構造

2002年に発見・設立された新目昆虫、カカトアルキ類の卵膜に関しては、SEMによる卵表面および卵膜断面の観察報告はあるが(Klass *et al.*, 2002; Zompro *et al.*, 2002; 町田・東城, 2003)、TEMによる観察はなされていなかった。そこで、TEMによる卵膜の微細構造を記載し、カカトアルキ目が属すると考えられている直翅群系昆虫類のそれらと比較し、カカトアルキ目の類縁性に関する考察を行った(Tsutsumi *et al.*, 2003, in press)。

ビドーカカトルキの卵は回転楕円体であり、大きさは約 $1.9-2.5 \times 1.0-1.2$ mm である。卵表面に卵門あるいは卵門板と見なされるような構造は見いだされていない(cf. Klass *et al.*, 2002; Zompro *et al.*, 2002; Machida *et al.*, 2004)。卵膜は3層の卵殻(コリオン)、1層の卵黄膜からなる(Fig. 4)。卵殻は最外層(厚さ $1 \mu\text{m}$ 以下)、外卵殻($7-11 \mu\text{m}$)、内卵殻($2-4 \mu\text{m}$)の3層からなり、3層すべてが二次卵膜であった。電子密度は最外層のそれが最も高く、残りの2層のそれは同じであった。外卵殻は外側に向いた長く太い突出部、内側に向いた短かく細い突出部、それらが互いに結びついて形成される空間からなる非常に複雑な構造を呈していた。外卵殻に見られる空間や外卵殻と内卵殻の間に存在する空間は空気を保持する部分と思われるが、気孔(aeropyle)と見なされる構造は認められなかった。内卵殻は中実な構造からなり、外側と内側の両表面には多数の微小な突起が見られた。完成卵では内卵殻に多数の縦方向のスリットが認められたが、輸卵管内の卵母細胞の内卵殻にはそのようなスリットは見られず、代わりに多数の小孔が見られた。卵前極の卵殻表面にはナミビアカカトアルキ *Mantophasma zephyra* でも既に報告されている環状の肥厚部が認められ(cf. Klass *et al.*, 2002; Zompro *et al.*, 2002; 町田・東城, 2003; Machida *et al.*, 2004)、この肥厚部で卵殻は外層と内層が融合し、内外層となるため、肥厚部より前方の卵殻は2層となっていた(Fig. 5)。この肥厚部は孵化を容易にするための構造であると思われるが、その微細構造はナナフシ目やシロアリモドキ目の卵蓋のそれらとは全く異なっていた。卵黄膜は厚さ約 70 nm と極めて薄く、卵殻よりも高電子密度であった。

ビドーカカトアルキの卵膜の構成は、ナミビアカカトアルキのそれと非常に類似していた(cf. Klass *et al.*, 2002; Zompro *et al.*, 2002)。しかし、類縁性が指摘されてきたナナフシ目(cf. Klass *et al.*, 2002; Zompro *et al.*, 2002)、ガロアムシ目(cf. Klass *et al.*, 2002; Zompro *et al.*, 2002)、カマキリ目(Dallai *et al.*, 2003)のそれらとは微細構造に関する多くの点で異なることが明らかになった。カカトアルキ目の昆虫の卵が3層からなる卵膜、特に厚く、複雑な構造からなる外卵殻を持つことは、1年のほとんどが乾燥状態となる砂漠という生息地に適応した結果である可能性が高い。また、このような特異な卵膜をもつものは、カカトアルキ目が属すると

考えられる直翅群系昆虫の中にも見られず、卵膜の微細構造の解析からカカトアルキ目と高い類縁性を示す分類群を見いだすことはまだできていない。しかし、ヒメガロアムシ（ガロアムシ目）の完成卵の内卵殻に多数の縦方向のスリットが存在することが最近明らかにされた（Uchifune & Machida, in preparation）。また、この目の昆虫の産卵前の卵の卵殻には多数の小孔が存在することが知られている（Matsuzaki *et al.*, 1979）。このような特徴はカカトアルキ目とガロアムシ目以外の昆虫からは知られておらず、したがって、これらの微細構造的特徴は、この両目の類縁性を示唆しているのかもしれない。

（３）カマキリ類の卵巣形態と卵形成過程

直翅群系昆虫の卵巣形態や卵形成過程には、多栄養室型、無栄養室型、クラスター形成を伴う無栄養室型など、いくつかのタイプが混在し、これらのタイプは目ごとに異なることが知られている。しかしながら、ゴキブリ目と併せて網翅目とされることも多いカマキリ目の卵巣形態や卵形成過程に関する知見は乏しく、その卵巣型についても無栄養室型とされる場合が一般的だが（大木・岩井川，1980）、オオカマキリの卵巣では卵母細胞がクラスターを形成することなどが報告され、その卵巣型は多栄養室型の原始的なタイプと見なされる場合もある（岩井川・大木，1976）。特に、精子の微細構造からカマキリ目がカカトアルキ目と最も近縁であるとする報告もあり（Dallai *et al.*, 2003）、カマキリ目の卵巣型を決定することはカカトアルキ目の系統的な位置を考える上でも重要である。そこで、オオカマキリとコカマキリの若齢幼虫の卵巣形態を観察・記載した。

オオカマキリの１齢幼虫の卵巣には、すでに卵巣小管が分化しており、各卵巣小管内には卵原細胞のみが観察された。卵原細胞はクラスターを形成せず、卵原細胞間の微細構造にも違いは認められなかった。卵母細胞は２齢幼虫の卵巣小管で認められたため、おそらく２齢幼虫の時期に卵母細胞が分化するものと思われる。コカマキリの幼虫の卵巣にも栄養細胞に相当する細胞群は認められなかった。これらの結果は、カマキリ類の卵巣型は典型的な無栄養室型であることを示すものである。

（引用文献）

Dallai, R., Frati, F., Lupetti, P. & Adis, J. (2003) Sperm ultrastructure of *Mantophasma zephyra* (Insecta, Mantophasmatodea). *Zoomorphol.* 122: 67-76.

影山昌幹 (2002) コカゲロウ科のカゲロウ類（昆虫綱：カゲロウ目）の卵巣構造と卵形成過程—シロハラコカゲロウ *Baetis thermicus* の卵巣構造の発達と卵形成過程—。福島大学教育学部平成 14 年度卒業論文。

- 影山昌幹・塘 忠顕 (in press) シロハラコカゲロウ *Baetis thermicus* Ueno の卵巣構造の発達と卵形過程 (昆虫綱：カゲロウ目). Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 39.
- 岩井川幸生・大木健市 (1976) カマキリの卵形成の電子顕微鏡による観察. 日本動物学会第 47 回講演要旨, p. 523.
- 金丸大輔 (2002) カマキリ類 (昆虫綱：カマキリ目)：オオカマキリとコカマキリの幼虫の卵巣構造. 福島大学教育学部平成 14 年度卒業論文.
- Kluge, N.J. (1997) Classification and phylogeny of the Baetidae (Ephemeroptera) with description of the new species from the upper cretaceous resins of Taimyr. pp.527-535. In Ephemeroptera & Plecoptera: Biology-Ecology-Systematics, P. Landolt & M. Sartori (eds.), MTL, Fribourg.
- Klass, K.-D., Zompro, O., Kristensen, N.P. & Adis J. (2002) Mantophasmatodea: A new insect order with extant member in the Afrotropics. Science 296: 1456-1459.
- 小林紀雄 (1989) コカゲロウ - 分布的種群と生態分布. pp.53-67. 「日本の水生昆虫, 種文化とすみわけをめぐって (柴谷篤弘・谷 一三 編)」, 東海大学出版会, 東京
- 町田龍一郎・東城幸治 (2003) 新昆虫・カカトアルキ (踵行目 Mantophasmatodea). 昆虫と自然, 38 (6): 26-31.
- Machida, R., Tojo, K., Tsutsumi, T., Uchifune, T., Klass, K.-D., Picker, M.D. & Pretorius, L. (in press) Embryonic development of heel-walkers: Reference to some prerevolutionary stages (Insecta: Mantophasmatodea). Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 39.
- Matsuzaki, M., Ando, H. & Visscher, S.N. (1979) Fine structure of oocyte and follicular cells during oogenesis in *Galloisiana nipponensis* (Caudell and King) (Grylloblattodea: Grylloblattidae). Int. J. Insect Morphol. Embryol. 8: 257-263.
- 大木健市・岩井川幸生 (1980) オオカマキリの卵形成過程における脂質について. 名古屋大学教養部紀要, (24): 55-65.
- Soldan, T. (1979) The structure and development of the female internal reproductive system in six European species of Ephemeroptera. Acta Entomol. Bohem. 76: 353-365.
- 高橋歩希 (2001) フタバカゲロウ *Cloeon dipterum* (Linnaeus) (昆虫綱：カゲロウ目) の生殖巣および生殖細胞形成過程. 福島大学大学院教育学研究科平成 13 年度修士論文.
- 高橋歩希・塘 忠顕 (2001) フタバカゲロウ (昆虫綱・カゲロウ目) の卵巣構造. Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 36: 7-9.
- Takahashi, T. & Tsutsumi, T. (2002a) Notes on the postembryonic development of gonads in a

baetid mayfly, *Cloeon dipterum* (Linnaeus) (Insecta: Ephemeroptera). Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 37: 29-33.

Tsutsumi, T. & Takahashi T. (2002b) Postembryonic development of the gonads in a baetid mayfly, *Cloeon dipterum* (Linnaeus) (Insecta, Ephemeroptera, Baetidae). Zool. Sci. 19: 1424.

Tsutsumi, T., Machida, R., Tojo, K., Klass, K.-D. & Picker, M. (2003) Ultrastructure of egg membranes of a new insect order, heel walkers (Mantophasmatodea). Zool. Sci. 20: 1530.

Tsutsumi, T., Machida, R., Tojo, K., Uchifune, T., Klass, K.-D. & Picker, M. (in press) Transmission electron microscopical observations of the egg membranes of a South African heel-walker, *Karoophasma biedouwensis* (Insecta: Mantophasmatodea). Proc. Arthropod. Embryol. Soc. Jpn. 39.

Zompro, O., Adis, J. & Weitschat, W. (2002) A review of the order Mantophasmatodea (Insecta). Zool. Anz. 241: 269-279.

(塘 忠顕)

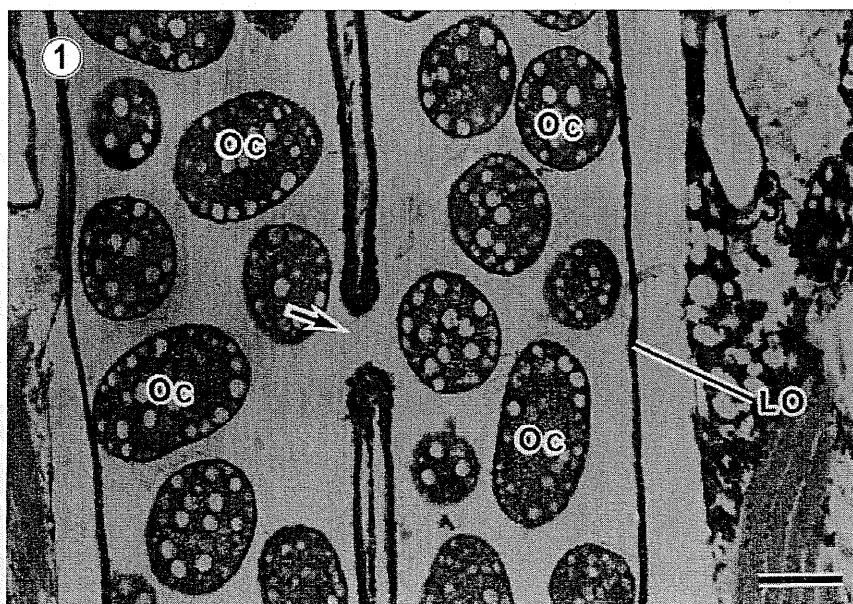


Fig. 1. フタバカゲロウ成虫の側輸卵管の水平断面図 (H-E 染色)

対になった側輸卵管はその中央部分で短い橋様構造 (矢印) によってつながっている。
LO, 側輸卵管 ; Oc, 卵母細胞. スケール = 50 μ m.

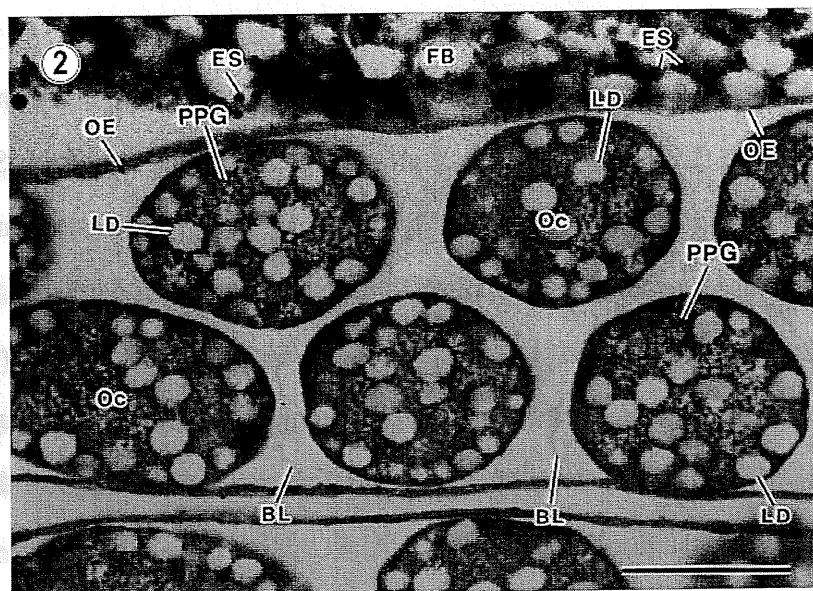


Fig. 2. フタバカゲロウ成虫の輸卵管内の卵母細胞 (H-E 染色)

卵母細胞質内には卵黄成分として、脂肪性顆粒(LD)と PAS 陽性顆粒(PPG)が認められる。BL, 基底膜; ES, 好エオシン顆粒; FB, 脂肪体; Oc, 卵母細胞; OE, 卵巣上皮. スケール = 50 μ m.

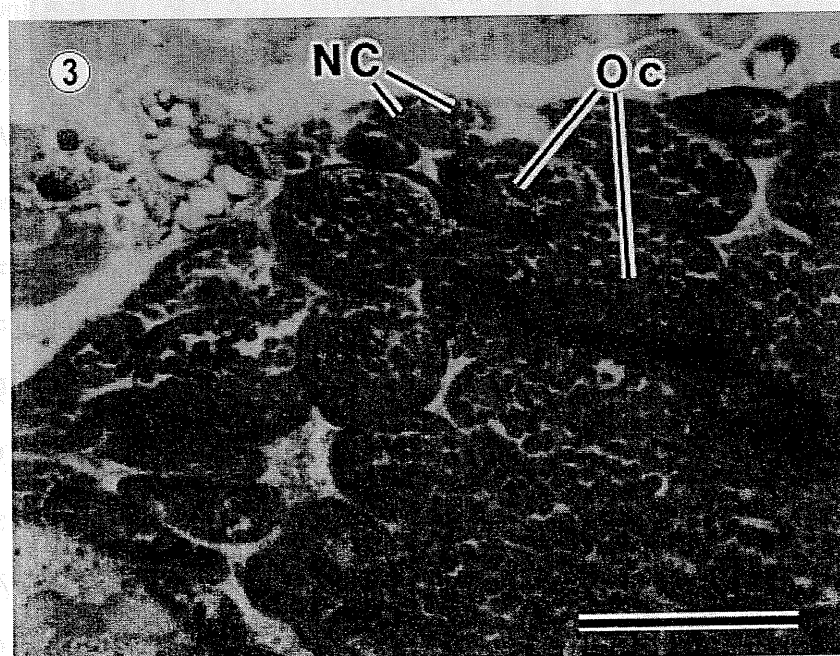


Fig. 3. シロハラコカゲロウ老熟幼虫の卵巣の矢状断面図 (H-E 染色)

卵母細胞質は好エオシン性タンパク質性卵黄で満たされている。NC, 栄養細胞; Oc, 卵母細胞. スケール = 100 μ m.

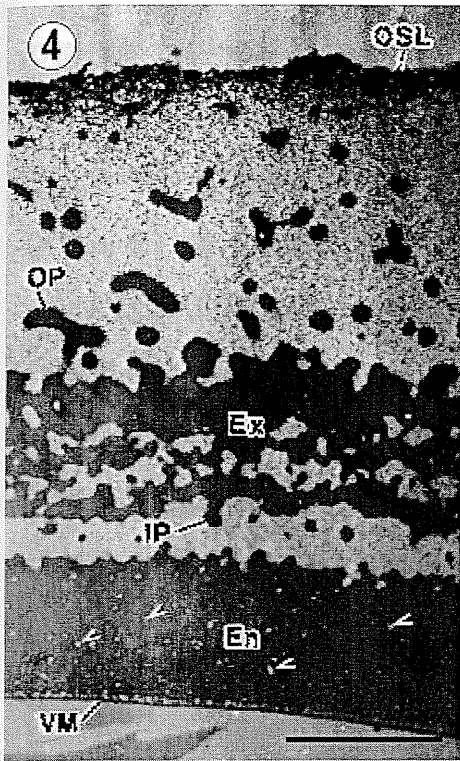


Fig. 4. ビドーカカトアルキの卵膜の微細構造(TEM)

輸卵管内の卵母細胞の卵膜。卵膜は3層の卵殻（最外層(OSL), 外卵殻(Ex), 内卵殻(En)）と極めて薄い1層の卵黄膜(VM)からなる。外卵殻には多数の外側を向いた長い突起(OP)と内側を向いた短い突起(IP)がみられ、それらが互いにつながる部分もある。内卵殻には多数の小孔（矢頭）がみられる。スケール=2 μ m.

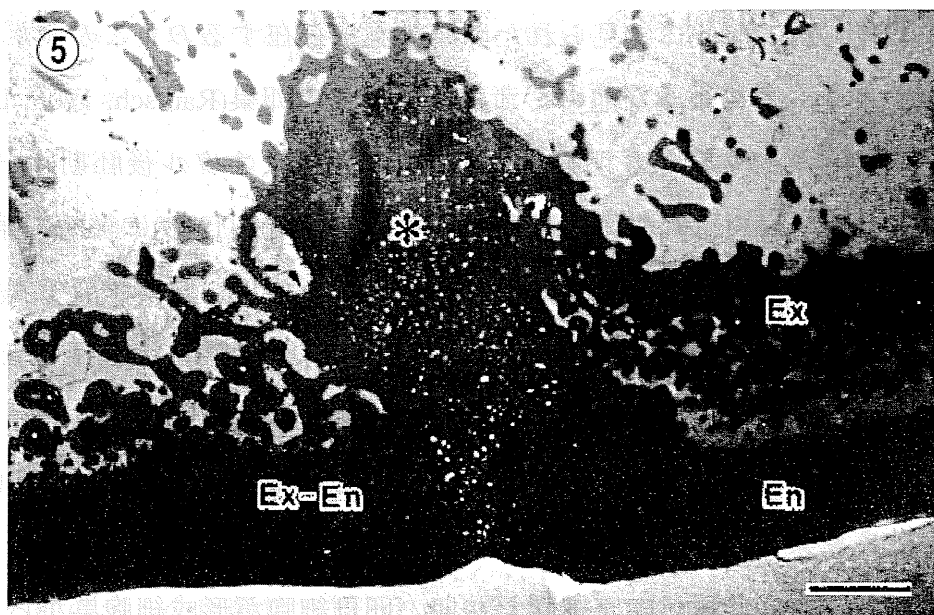


Fig. 5. ビドーカカトアルキの成熟卵前極付近の矢状断面図 (TEM)

卵の環状肥厚部で卵殻は外卵殻(Ex)と内卵殻(En)が融合し、内外卵殻(Ex-En)となるため、肥厚部より前方の卵殻は2層となる（図の左側が前方）。環状肥厚部では多数の小孔をもつ内卵殻が著しく肥厚する（*）。スケール=4 μ m.

(5) 甲殻類 (担当者: 安藤 準・生田享介)

— 介形類 —

甲殻類の多くで知られている卵形成様式は、卵母細胞が卵巣腔内で成長するという、他の多くの大顎類と共通した特徴をもつ。ところが、顎脚綱に属する鰓尾亜綱 (チョウ *Argulus japonicus*) と介形亜綱ミオドコーパ目 (ウミホタル *Vargula hilgendorffii*) において、卵母細胞が卵巣腔内ではなく卵巣壁の外側に付着して成長するという、多くの甲殻類とは異なりむしろ系統的に離れた鋏角類の場合と類似した卵形成様式であることが明らかにになった (Ikuta & Makioka, 1997, 1999)。これは、甲殻類の進化過程において鋏角類タイプに似た卵形成様式が、顎脚類で少なくとも2度独立に、収斂的に生じたことを示している。本研究では、このような背景より、特に介形類に着目して以下のような成果を得た。

(結果と考察)

ウミホタル成体の卵巣では卵原細胞が存在せず、亜成体 (第5齢) では卵原細胞が見られるものの卵巣上皮細胞の間に散在しており、形成細胞巣といった領域をなしていない。また、消化管の両側に位置する側扁した袋状の卵巣の、消化管に面した側にのみ成長中の卵母細胞が見られ、亜成体で見られた卵原細胞が存在するのもこの側だけである (Ikuta & Makioka, 1999)。このような他のミオドコーパ類の卵巣 (Ramsch, 1906; Lüders, 1909) とは異なる構造的特徴の由来を明らかにするため、ウミホタル後胚期における卵巣の発達過程を観察した。材料は兵庫県淡路島で採集し、Hiruta (1980) に従って第1齢幼体から亜成体である第5齢幼体まで選別した。これらのサンプルをブアン液で固定し、パラフィン連続切片とした。

ウミホタル第1・2齢幼体では、消化管の両側に一对の生殖細胞塊が見られた。第3齢では、消化管に面した側で生殖細胞の塊が見られ、反対側の体壁に面した側に卵巣上皮が形成され始めるとともに、形成細胞巣として区別できるようになった。第4齢では卵巣が次第に成長し、これに伴い卵原細胞と初期の卵母細胞が形成細胞巣から出て消化管に面した側の卵巣上皮全体に分散していった。この後第5齢にかけて、形成細胞巣としての細胞塊は見られなくなり、分散した初期の卵母細胞がやがて上皮から突出し更に成長すると共に、卵原細胞は成体になる前に全て初期の卵母細胞となった。このような卵巣の発達過程を経ることにより、成体までの卵原細胞の消失や扁平な卵巣における成長中の卵母細胞の偏在といった、他のミオドコーパ目の場合とは異なるウミホタル卵巣

の構造的な特徴の由来が明らかとなった。

ウミホタルの属するミオドコーパ目と共にミオドコーパ上目をなすハロキプリス目では、クラドコーパ亜目 *Polycope* 属 2 種について卵巣構造の詳細な記載(Hartmann, 1955)がなされているのに対し、*Conchoecia* 属に代表されるハロキプリス亜目については不明な点が残されたままであった。そこで、相模湾より採集した *Conchoecia imbricata* を材料に、パラフィン連続切片法ならびに透過型電子顕微鏡による観察を行い、次のような結果を得た。

成体の卵巣は、胴部後方の消化管背側に位置する 1 対の袋状の器官である。それぞれの卵巣の末端部に形成細胞巣が見られ、形成細胞巣の末端部に卵原細胞が局在し、そこから卵巣腔方向に初期の卵母細胞が成長の順に並ぶ。形成細胞巣から出た卵母細胞は、卵巣腔内ではなく卵巣壁の外側に出て成長し、成長と共に形成細胞巣から次第に遠ざかっていく。その後、成熟した卵母細胞は卵巣壁を通過して卵巣腔内に排卵され、輸卵管に運ばれる。

以上の結果からハロキプリス亜目に属する *C. imbricata* では、他の *Conchoecia* 属における記載(Müller, 1894)と同じく卵母細胞が卵巣壁の外側で成長することが明らかとなり、これは同じハロキプリス目であるクラドコーパ亜目の場合(Hartmann, 1955)と共通していることから、ハロキプリス目における卵巣構造の特徴であると言える。さらに、このような特徴はミオドコーパ目のウミホタルなどと同様であるため、ミオドコーパ上目 (= ミオドコーパ目+ハロキプリス目) における共有派生形質とみなすことが出来る。一方、他の *Conchoecia* 属では詳細な記述のなかった形成細胞巣の構造、すなわち末端部に卵原細胞が見られ、そこから卵巣腔方向に初期の卵母細胞が成長の順に並ぶといった特徴が本研究で明らかとなり、これはクラドコーパ亜目の *Polycope* spp. と共通していた(Hartmann, 1955)。よって、このような形成細胞巣の構造はハロキプリス目における卵巣の特徴であるとみなせるが、これはポドコーパ上目で見られる卵巣構造と共通しているだけでなく、他の多くの甲殻類で知られる大顎類タイプの卵巣に見られる特徴である。前述の、卵巣壁外側に成長中の卵母細胞が存在するというミオドコーパ目と共通した特徴は、鋏角類タイプの卵巣に類似した介形類で独自に収斂的に生じたものと考えられるのに対し、形成細胞巣の構造は多くの大顎類タイプの卵巣の場合と同じで、原始形質とみなせる。よって、介形類の進化過程において、ポドコーパ上目で見られる卵巣タイプから、ミオドコーパ上目のハロキプリス目で明らかとなった「中間的な」特徴を併せ持

つ卵巢を経て、ウミホタルなどのミオドコーパ目で見られる卵巢タイプが生じたものと考えられる。

(引用文献)

Hartmann, G. (1955) Zur Morphologie der Polycopiden. Zeit. Wiss. Zool. 158: 193-248.

Hiruta, S. (1980) Morphology of the larval stages of *Vargula hilgendorfii* (G. W. Müller) and *Euphilomedes nipponica* Hiruta from Japan (Ostracoda: Myodocopina). J. Hokkaido Univ. Edu. (Sect. IIB) 30: 145-167.

Ikuta, K. & Makioka, T. (1997) Structure of the adult ovary and oogenesis in *Argulus japonicus* Thiele (Crustacea: Branchiura). J. Morphol. 231: 29-39.

Ikuta, K. & Makioka, T. (1999) Ovarian structure and oogenesis in the myodocopid ostracod *Vargula hilgendorfii*. J. Crust. Biol. 19: 730-737.

Lüders, L. (1909) *Gigantocypris agassizii* (Müller). Zeit. Wiss. Zool. 92: 103-148.

Müller, G.W. (1894) Die Ostracoden des Golfes von Neapel. Die Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-abschnitte 21: 1-404.

Ramsch, A. (1906) Die weiblichen Geschlechtsorgane von *Cypridina mediterranea* Costa. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien und Zool. Stat. Triest 16: 383-398.

(生田享介)

ーザリガニ類ー

淡水産ザリガニ類(甲殻綱・十脚類)は、形態学的データからも(Hobbs, 1988)、分子データからも(Crandall, 2000)、その単系統性が支持されるが、北半球産のザリガニ上科(Astacoidea)のザリガニ科(Astacidea)及びアメリカザリガニ科(Canbaridea)と、南半球産のミナミザリガニ上科(Parastacoidea)のミナミザリガニ科(Parastacidea)では、生物地理学的な単系統的説明は容易でなく、興味深い事に雄の外部生殖器が両上科では大きく異なる事が知られている。またザリガニ類の起源については、アカザエビやウミザリガニを含むアカザエビ上科(Nephropoidea)にその起源を求める説と、スナモグリ類(Thalassinidea)に求める説の二つの説がある(Scholtz & Richter, 1995)。

アメリカザリガニ科の卵巢の形態および卵形成様式については、分担研究者らによる詳細な組織学的観察があるが(Ando & Makioka, 1999)、ミナミザリガニ科及びアカザエビ類については、詳細な観察がこれまでなされていない。本研究では、ザリガニ類卵巢の形態・構造の進化を追究するため、これら従来の記載が不十分な二群について、その卵

巢及びその他の生殖器官系について、解剖学的及び組織学的な観察を行った。

(結果)

(1) アカザエビ *Nephrops japonicus*

卵巢は胃の直下にあり、その概形は両端の閉じた2本の筒状の卵巢主幹の中央部が互いにごく短い架橋でつながるX字状であった。直径1mmを越える卵母細胞(橙色)を含む卵巢は長さ5-5.5cmで、頭胸部の心臓の側方から第一腹節に達していた。主幹の太さは、ほぼ一様で6-7mmであった。また含まれる卵母細胞の最大直径0.5mm前後(白色)の卵巢主幹は長さ約4cmで太さ約4mmであった。輸卵管は卵巢主幹の左右の癒合部と後端のほぼ中間から外側に出て、さらに下方に伸び第3胸脚基節の生殖口にそれぞれ繋がっていた。開口部付近には、直径約7mmの球状の受精嚢があった。

卵巢は厚さ3-10 μ mの細胞性の鞘に覆われていた。筋組織は明らかでなかった。卵巢上皮は厚さ3-5 μ mで、直径約50 μ m以上の卵母細胞を包み oogenetic pouch (Ando & Makioka 1998, 1999) を形成しながら卵母細胞の隙間に入り込み卵巢主幹最深部にまで達するため、一断面による観察では卵母細胞が濾包上皮に包まれているかに見えた。卵巢上皮中の形成細胞巢は卵原細胞が確認できなかったために明らかでないが、数個の直径約20 μ m以下の若い前卵黄形成期の集合塊が卵巢主幹全長にわたり最深部に点在し、このような若い卵母細胞の集合塊に接している卵巢上皮中に形成細胞巢はあると考えられる。卵母細胞は直径50 μ m程度以上が卵黄形成期で、最大直径は約1.5mmに達した。卵巢主幹全長にわたり、卵母細胞は若いものはより深部に、発達するに従って表層部に位置していた。卵巢主幹の表層はその卵巢中の最も発達したステージの卵母細胞群によって占められていた。

(2) ミナミザリガニ科の一種 *Cherax destructor*

卵巢の位置はアカザエビに準ずるが、暗緑色を呈し、後端は長く第2腹節まで達していた。また概形はX字状でアカザエビ類によく似るが、対の卵巢主幹は円筒形ではなく凹凸のある不定形で、前端より中央部までは太さ約5mmだが左右の癒合部以降は後端に近づくにつれ細くなっていた。輸卵管の卵巢主幹との癒合位置はアカザエビに準じるが、受精嚢は明らかでなかった。

(考察)

ザリガニ上科に属するアメリカザリガニの卵巢の概形は明確なY字型で、ミナミザリガニ上科の *Cherax destructor* はX字型である。またザリガニ類の祖先種の最右翼アカザ

エビはX字型である。一方祖先種の可能性が指摘されるもう一つのスナモグリ類では対の卵巢主幹の前端が癒合する Λ (ラムダ)字型である。これから、ザリガニ類の卵巢の概形はX型を祖先型とし、ザリガニ上科においてY型が派生したと推定される。また形成細胞巢またはごく若い卵母細胞の集合塊は、スナモグリ *Callinassa petalura* では卵巢主幹の背側表層で、深部には見られないのに対し、アカザエビおよび両ザリガニ上科では卵巢主幹深部で、表層部には決して見られない。十脚類より原始的とされるフクロエビ類の卵巢の形成細胞層の位置はスナモグリと一致していることから、この形質が祖先的であり、アカザエビ-ザリガニ類の形成細胞巢が表層にないという形質は派生的と考えられる。卵巢の形態から見ると、淡水産ザリガニ類の直接の祖先はアカザエビ類に近縁ななかまで、これからまずミナミザリガニ上科が分岐し、その後にザリガニ上科の2科が派生したと考えられる。これは核ゲノムおよびミトコンドリアDNA塩基配列に基づく系統関係(Crandall, 2000)と一致する。

(引用文献)

- Ando H. & Makioka, T. (1998) Structure of the ovary and mode of oogenesis in a freshwater crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). Zool. Sci. 15: 893-901.
- Ando H. & Makioka, T. (1999) Structure of the ovary and mode of oogenesis in a freshwater crab, *Potamon dehaani*. J. Morphol. 239: 107-114.
- Crandall, K.A., Harris, D.J. & Fetzner Jr. J.W. (2000) The monophyletic origin of freshwater crayfish estimated from nuclear and mitochondrial DNA sequences. Proc. R. Soc. Lond. B 267: 1679-1686.
- Hobbs Jr., H.H. (1988) Crayfish distribution, adaptive radiation and evolution. In Holdich D.M. & Lowery, R.S. (eds.) Freshwater crayfish: biology, management and exploitation, Portland, OR: Timber Press, pp. 52-82.
- Scholtz G. & Richter, S. (1995) Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Decapoda). Zool. J. Linn. Soc. 113: 289-328.

(安藤 準)

(6) 今後の課題

はしがきで述べたように、節足動物の卵巢構造および卵形成様式に関する知見は、網羅的と呼ぶにはほど遠く、本研究では三年間の助成期間中に、特に目以上の上位分類群

レベルで情報が欠落している群について、正確な観察・記載の蓄積を包括的に行う事を目指してきたが、主に材料入手の困難さのため、観察できた群の数は当初の目論見には達せず、節足動物全体での卵巢構造および卵形成様式についての情報が、総合的な進化的議論を行うには不十分である状況は、残念ながら解消出来なかった。その中で、昆虫類で88年ぶりに発見された新目、カカトアルキ類の卵巢構造及び卵形成様式に関する塘らによる研究は特筆すべきものであり、謎に包まれたこの類の系統進化や生殖生態を解明するうえで、重要な情報が得られる事が期待される。

今回の結果をふまえた、今後の課題について、各サブグループ事に以下にまとめる。

(鋏角類)

鋏角類において、卵巢構造・卵形成の情報が全く欠如している上位分類群として、蛛形綱に属するクツコムシ目(Ricinulei)がある。この類の標本については、宮崎がここ十年以内にクツコムシ類に関する論文を出した研究者を始めとして、様々な人脈を頼って入手に努めたが、残念ながらついに実現出来なかった。蛛形類の目レベルでの系統関係については、いまだ様々に議論されており、この問題の解決に資するためにも、卵巢構造及び卵形成様式の記載を行うため、今後も標本の入手に尽力したい。

クツコムシ類・ヤイトムシ類を始めとするいわゆるマイナーな群では、卵巢形態や卵形成過程の微細構造レベルでの観察・記載の例が無い。今後、透過型電子顕微鏡による観察についても、網羅的に行っていく必要があるであろう。

また、メクラツチカニムシ属の一種については、前卵黄形成期の卵母細胞質に認められた高電子密度の小顆粒集合体が、タンパク質性卵黄の前駆物質であるか否かを明らかにすることや卵膜形成の記載を透過型電子顕微鏡を用いて行うこと、繁殖期の異なる成虫越冬集団と若虫越冬集団との間に遺伝的な差異が生じているのか否かの検証を行うことが今後の課題としてあげられる。

(ウミグモ類)

ウミグモ類の生殖巣の位置の、他の節足動物との相同性に関する問題については、今後他の節足動物群における、生殖巣と他の器官系あるいは囲心隔壁との位置関係を包括的に調べると共に、個体発生に伴う位置関係の変化について追跡していく必要がある。ウミグモ類の胚発生に関する知見は、他の節足動物に比べても非常に少なく、卵巢構造や卵形成の問題に限らず、今後の重要な課題である。

生殖孔の位置については、僅かに記録されていた逸脱例は、いずれも間違いである事がほぼ確実となったが、節足動物中唯一、複数対存在するという形質状態の、系統進化

的意義については未だ解釈が分かれるところである。これについてもまずは、生殖孔及び生殖輸管の形成過程の詳しい観察が必要である。

(多足類)

本研究で、倍脚綱主要群の卵巢構造及び卵形成に関する情報は、かなり増加したといえるが、未だ研究例のない目が、前雄下綱には3目、後雄下綱には2目残されている。今後、これら5目についても同様の観察を行ない、倍脚類全体を網羅した卵巢構造と卵形成様式の多様性と進化の議論を行なうことが望まれる。

また最近では、多足類の節足動物門中における系統的位置、及び多足類の単系統性に関して、様々の観点より盛んに議論されている。このことから、倍脚綱以外の多足類、すなわち唇脚綱・結合綱・少脚綱の3群についても、今後網羅的な観察・記載を進めていく必要がある。

(昆虫類)

コカゲロウ類に関する今後の課題は、日本産のほぼすべての属のコカゲロウ類で認められたH型の卵巢形態がコカゲロウ科の固有派生形質となりうるのか否かの検討である（日本産では *Promatsumura* 属の卵巢形態が唯一未確認）。そのためには、Kluge (1997) が設定したコカゲロウ科内のいくつかの subgroup（亜科ではない）に属する日本には分布しない属の卵巢形態の観察や、コカゲロウ科に最も近縁と考えられているニュージーランド固有の科 *Siphlaenigmatidae* に属する種の卵巢形態の観察が必要である。また卵巢は、後胚発生のごく初期においてすでにH型を呈していたが、更にさかのぼって、生殖巣原基の胚発生過程の記載も、今後の課題として残されている。

カカトアルキ類の卵巢形態と卵形成過程に関しては、ようやく十分な数の標本が入手でき、本格的な研究が始められるようになった段階であり、課題が多く残されている。ビドーカカトアルキの卵巢型は典型的な無栄養室型である可能性が高く、形成細胞巢内の生殖細胞同士及び生殖細胞と体細胞の相互関係、卵巢小管内における卵母細胞の成長過程、卵母細胞と濾胞細胞との相互関係に関する記載を現在進めている（節足動物発生学会第40回大会（2004年6月）で発表予定）。しかしながら、卵黄形成、卵膜形成、卵巢の後胚発生など、更なる情報蓄積を進めなければならない。カカトアルキ目とガロアムシ目との類縁性については、卵膜の特徴だけでなく、胚発生やDNA解析からも示唆されるデータが得られ始めている。しかしながら、ガロアムシ目の卵巢形態や卵形成過程に関する知見は極端に少なく、この群に関する情報蓄積が急務である。

カマキリ目の卵形成過程に関しても、同様にカクトアルキ目との比較という観点から、卵黄形成や卵膜形成を含めた、より詳細な電子顕微鏡レベルでの観察・記載が必要である。

(甲殻類)

顎脚類のいくつかの群では、卵母細胞が卵巣外に位置して成長する、いわゆる鉗角類型の卵巣(Makioka, 1988)ととれる記載が散見される。今回の研究で介形類については、その進化過程について、かなりの点を明らかにする事が出来たが、今後は顎脚類全体についても、同様に詳細な観察・記載と、それに基づく進化的議論を行っていきたい。

甲殻類の系統的位罫については、最近の研究では、昆虫類と姉妹群関係にある事が確実視されている。特に原始的昆虫類の卵巣構造及び卵形成様式については、従来多足類との比較で論じられてきたが、今後は甲殻類との比較という観点での議論が必要であろう。その意味で、カシラエビ類・ムカデエビ類・鰓脚類といったいわゆる原始的な甲殻類について、昆虫類と比較出来るだけの、微細構造レベルの情報の蓄積が急務といえる。

(節足動物全体)

節足動物における卵巣構造及び卵形成様式について、今後進化学的な議論を行うにあたっては、その近縁群との比較が必要不可欠になる。節足動物が体節動物群(Articulata)に属するのか、脱皮動物群(Ecdysozoa)に属するのかについては、未だ議論が分かれるところであるが、その姉妹群として有爪動物(Onychophora)もしくは緩歩動物(Tardigrada)が来る事は、ほぼ確実視されている(節足動物・有爪動物・緩歩動物の三群を合わせて、汎節足動物類(Panarthropoda)と称する)。これらの群の卵巣に関する従来の知見を見ると、面白い事に、有爪動物はいわゆる鉗角類型、緩歩動物はいわゆる大顎類型の卵巣構造をそれぞれ持つように見える。この点については、今後特に発生学的な知見を中心とした、情報の蓄積が必要である。

汎節足動物類の近縁群の候補としては、環形動物、鰓曳動物、動吻動物、線形動物等が挙げられるが、これらの群についても今後、比較の対象としていかねばならない。節足動物の鉗角類型卵巣では卵母細胞が卵巣の外側で、大顎類型卵巣では卵母細胞が卵巣の内側でそれぞれ成長していく事が、両者の最大の相違点といえる。節足動物の場合、発生学的に見て卵巣の外側の空間は胞胚腔に由来する二次的な体腔(血体腔)であり、卵巣の内側(卵巣腔)は真体腔に由来するとされている。それに対し、有爪動物や緩歩動物を含む近縁群の候補となる動物群では、卵巣の外側の空間は、いわゆる血体腔、真体腔、偽体腔と様々であり、その発生学的由来が明らかでない群も多い。これらの群と

の比較に際しては、体腔に関する正確な情報を蓄積・整理していく事が、必要不可欠である。

(宮崎勝己)

謝辞

本研究を進めるにあたっては、様々な人の協力・援助・助言を受けた。その内容について一々記す事はしないが、特に多大な恩恵を受けた方々について、その名前のみ以下に列挙し、感謝の意を表したい。なお順番は名字(surname)のアルファベット順で、名前の後のカッコ内は助成期間当時の各人の所属を示す。(敬称略)

- ・ Gertrude Rothe (Institut für Zoologie, Universität Wien, オーストリア)
- ・ Günther Pass (Institut für Zoologie, Universität Wien, オーストリア)
- ・ 影山昌幹 (福島大学教育学部)
- ・ 金丸大輔 (福島大学教育学部)
- ・ 加藤与志輝 (福島大学大学院教育学研究科)
- ・ Klaus-Dieter Klass (Staatliche Naturhistorische Sammlungen Dresden, Museum für Tierkunde, ドイツ)
- ・ 町田龍一郎 (筑波大学菅平高原実験センター)
- ・ Mike D. Picker (Zoology Department, University of Cape Town, 南アフリカ)
- ・ 森 敦史 (株式会社 日本海洋生物研究所)
- ・ 坂寄 廣 (下妻第二高等学校)
- ・ 佐藤英文 (鶴見女子高等学校)
- ・ 高橋歩希 (福島大学大学院教育学研究科)
- ・ 東城幸治 (日本学術振興会／農業生物資源研究所)
- ・ 内船俊樹 (筑波大学大学院生命環境科学研究科)
- ・ 上島 励 (東京大学大学院理学系研究科)